第 38 卷第 9 期　　生　态　学　报　　Vol.38,No.9
2018 年 5 月　　ACTA ECOLOGICA SINICA　　May,2018

DOI: 10.5846/stxb201706091053

王婷,魏虹,周翠,陈红纯,李瑞,马文超,袁中勋.落羽杉根系有机酸与 NSC 代谢对三峡消落带水位变化的响应.生态学报,2018,38(9):3004-3013.

Wang T, Wei H,Zhou C, Chen H C, Li R, Ma W C, Yuan Z X.Responses of root organic acids and nonstructural carbohydrates of *Taxodium distichum* to water-level changes in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir.Acta Ecologica Sinica,2018,38(9):3004-3013.

落羽杉根系有机酸与 NSC 代谢对三峡消落带水位变化的响应

王　婷,魏　虹*,周　翠,陈红纯,李　瑞,马文超,袁中勋

西南大学生命科学学院, 三峡库区生态环境教育部重点实验室,重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室,重庆　400715

摘要:为探究三峡库区消落带水位变化下落羽杉根系有机酸和非结构性碳水化合物(NSC)的响应特征,以适生木本植物落羽杉为对象,在消落带原位环境中设置对照-SS(海拔 175 m,试验期间无水淹)、MS(海拔 170 m,中度水淹胁迫)和 DS(海拔 165 m,深度水淹胁迫)3 个处理,分别于海拔 170 m 和 165 m 退水时采集样品,测定并分析根系有机酸和 NSC 的变化。结果表明:(1)库区水淹对落羽杉基径无显著影响,仅有 DS 组明显抑制了高生长,落羽杉生长能较积极地响应库区水淹。(2)库区水淹对落羽杉侧根和总根有机酸的影响一致,侧根有机酸代谢作用优于主根。与 SS 组相比,MS 组根系有机酸含量增高,DS 组根系有机酸含量降低,除部分根系酒石酸、苹果酸、柠檬酸变化达到显著水平外,其余有机酸均无显著变化。(3)库区不同强度水淹对落羽杉根系 NSC 有不同程度的影响。与 SS 组相比,MS 组可溶性糖无显著变化,淀粉、NSC 含量显著增加,但总根 NSC 在水淹前与水淹后无明显差异;形成鲜明对比的是,DS 组显著降低了可溶性糖、NSC 含量,对淀粉无显著影响,且水淹后总根 NSC 显著低于水淹前。(4)相关分析表明,主根、总根草酸、苹果酸、柠檬酸及侧根、总根莽草酸分别与淀粉、NSC 间表现出显著相关性($P<0.05$)。研究结果表明,在三峡库区消落带水淹胁迫下,落羽杉根系有机酸与 NSC 代谢联系紧密。通过维持一定的根系淀粉含量,保持植株正常的有机酸代谢水平,较好地适应三峡库区消落带生境。

关键词:三峡库区;消落带;落羽杉;有机酸;NSC

Responses of root organic acids and nonstructural carbohydrates of *Taxodium distichum* to water-level changes in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir

WANG Ting, WEI Hong*, ZHOU Cui, CHEN Hongchun, LI Rui, MA Wenchao, YUAN Zhongxun

Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir Region, School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, *China*

Abstract: Along the Three Gorges Dam reservoir on the Yangtze River in China, water levels fluctuate between 145—175 m annually, which has resulted in severe ecological problems, such as the degradation of vegetation and a decrease in biodiversity. In recent years, many efforts have been made to restore the vegetation in water-level-fluctuating zones. Some flood-tolerant species have been selected through pot experiments; however, only a few of these flood-tolerant plants survived after being planted in the hydro-fluctuation zones, bringing new challenges to rebuild vegetation in these areas. Chronic submergence is one of the major factors limiting the survival of plant species in the Three Gorges Reservoir.

基金项目:国家国际科技合作专项(2015DFA90900);中央高校基本科研业务费专项资金资助(XDJK2017D104);三峡后续工作库区生态与生物多样性保护专项项目(5000002013BB5200002);中央财政林业科技推广示范资金项目(20170183,渝林科研 2016-8);国家十三五重点研发计划(2017YFC050530502)

收稿日期:2017-06-09;　**网络出版日期:**2018-01-26

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: weihong@ swu.edu.cn

Previous studies showed that the root metabolism of organic acids and nonstructural carbohydrates (NSC) played an important role in the plant's response to flooding. However, it is still unclear how the root metabolism of organic acids and NSC in adaptable plants responds to water-level changes in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir. In this study, *Taxodium distichum*, a flood-tolerant plant, was planted at three elevations: the control-SS (175 m above sea level, abbreviates as ASL), prolonged moderate submergence-MS (170 m ASL) and prolonged deep submergence-DS (165 m ASL) in the reservoir riparian region of Zhong County, Chongqing. Organic acid and NSC content was measured and analyzed after collection during de-submergence of MS and DS. The results showed that: (1) There was no significant difference in the base diameter of *T. distichum* and the height was inhibited only by DS, indicating that the height and the base diameter of *T. distichum* could positively respond to water-level changes in the riparian zone. (2) The organic acids in lateral roots showed a trend consistent with that of the total root. The root organic acid content was higher in MS and lower in DS than that in SS. Except for tartaric acid, malic acid, and citric acid in some roots, there were no significant differences in the remaining organic acids. (3) Soluble sugar did not significantly change, whereas starch and NSC content was significantly higher in MS than in SS. However, the NSC content of the total root did not change after being flooded. In contrast, the content of soluble sugars and NSC was significantly lower, while starch content did not differ significantly in DS from that in SS. On the other hand, the NSC in total roots reduced to some extent after flooding. (4) Correlation analysis showed that the content of starch and NSC was negatively correlated with the oxalic acid content of taproots and total roots, whereas the NSC displayed a strong and positive correlation with the concentration of malic acid, citric acid of the taproot and total root, and shikimic acid of the lateral and total root. The results indicated that there was a close relationship in root metabolism between organic acids and NSC of *T. distichum*. With a sufficient amount of starch and the organic acid metabolic levels similar to those in the control, *T. distichum* could adapt well to the water-level-fluctuating zones of the Three Gorges Reservoir.

Key Words: Three Gorges Reservoir; hydro-fluctuation belt; *Taxodium distichum*; organic acid; NSC

三峡工程修建后,库区“冬蓄夏排”的管理方式导致水位在海拔 145—175 m 间变动,库区形成了垂直落差最高达 30 m 的消落带[1]。消落带水陆环境交替变化,大多数原有植物因不能适应周期性变化的水淹而消亡,导致植被退化、水土流失等环境问题,生态服务功能降低。为解决上述问题,在前期研究中,通过室内模拟试验筛选出一批耐水淹植物,但将其应用于消落带植被重建后发现,仅有部分植物能在消落带生存,为消落带植被恢复带来新挑战[2-3]。因此,在消落带原位开展适生植物的水淹耐受机制研究极为重要,研究结果将能为库区植被重建与管理提供有效的理论指导。

落羽杉(*Taxodium distichum*),杉科落羽杉属落叶乔木,是三峡库区消落带植被重建的优良植物[4],有研究表明不同树龄落羽杉对水淹的响应差异不明显[5]。近年来,国内外学者就落羽杉在水分、盐分胁迫下的生长特征[6]、光合生理[7-8]、营养元素变化与分配[3,9]、次生代谢[10]等展开了研究,但对落羽杉在水淹逆境下的物质代谢关注较少。在三峡消落带反季节、高强度的水淹胁迫下,植物根系代谢途径与其水淹耐受性密切相关[11-12]。根系初生代谢产物非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrates, NSC)是植物在水淹生境中的能量来源,能保证植物生命活动所需的能量供应[13-14]。植物次生代谢在逆境防御中扮演着重要角色[15-16],其中根系次生代谢产物有机酸能提高水淹逆境下植物体内多种酶的活性,减轻对植物的毒害作用,增强植株耐水淹的能力[17]。

目前已有关于有机酸、NSC 分别对水淹逆境的响应研究,主要集中于室内模拟试验下的相应含量变化方面[12,17]。植物有机酸代谢是由其初生代谢衍生而来[16],与 NSC 代谢密切相关,但目前关于根系有机酸和 NSC 代谢对三峡消落带大尺度水位变化的响应研究尚缺乏,而二者对消落带原位环境的响应对策在其植被重建与管理工作中至关重要。因此,本研究基于三峡库区消落带原位环境,以适生木本植物落羽杉为对象,探究

库区水文变化对落羽杉根系有机酸和 NSC 的影响,明确落羽杉根系有机酸和 NSC 代谢响应对策,以期为消落带生态恢复提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

2015 年 9 月选取长势基本一致的 25 株落羽杉两年生盆栽苗(盆高 21 cm,盆口直径 27 cm),每盆 1 株,盆中装入三峡库区消落带紫色土壤 12.5 kg。于 2015-09-15 采集初始样(5 个重复),将剩余 20 株试验用苗随机分为 3 组(2:1:1),分别置于重庆市忠县汝溪河消落带(30°25′55.47″N,108°09′59.18″E)的 175 m(对照,SS)、170 m(中度水淹处理组,MS)、165 m(深度水淹处理组,DS)3 个不同海拔,处理强度如表 1 所示。试验区属亚热带东南季风气候。全年≥10℃年积温 5787℃,年均温 18.2℃,无霜期 341 d,日照时数 1327.5 h,日照率 29%,太阳总辐射能 83.7×4.18 kJ/cm^2,年降雨量 1200 mm,相对湿度 80%[3]。

根据三峡库区消落带水位变动规律,于 2016-02-17(海拔 170 m 退水)采集海拔 175、170 m 的植物样品(第一批样品),2016-04-16(海拔 165 m 退水)采集海拔 175、165 m 的植物样品(第二批样品),并分别用测高杆、游标卡尺测量株高和基径。每个处理 5 个重复,试验处理从 2015-09-15 蓄水期开始,至 2016-04-16 结束。试验期间落羽杉的存活率为 100%。

表 1 三峡库区原位试验处理水平

Table 1 Experimental treatment in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir

海拔 Elevations/m	处理组 Treatment group	最大水淹深度 Maximum flooding depth/m	水淹时长 Flooding time/d
175	对照组(无水淹,SS)	0	0
170	中度水淹处理组(MS)	5	134
165	深度水淹处理组(DS)	10	204

SS:对照 control;MS:中度水淹 moderate submergence;DS:深度水淹 deep submergence

1.2 根系代谢产物的测定

将试验苗主根、侧根分开取样,立即装入冰盒带回实验室,依次用自来水和去离子水清洗干净,置于 110℃烘箱内杀青 15 min,再调至 80℃烘干至恒重;将烘干的样品采用 MM400 球磨仪研磨成小于 2 mm 的粉末,封装待测。

1.2.1 根系有机酸的测定

在预备试验和前人研究基础上[18-19],采用日本岛津 LC 高效液相色谱仪,以 95% 的 20 mmol/L KH_2PO_4缓冲液(用磷酸调 pH=2.5)与 5% 的甲醇分别作为流动相的水相和有机相,在 Sepax Sapphire C18 色谱柱(4.6×250 mm,5 μm)上进行测定。检测器为 Agilent 1100 二极管阵列多波长检测器,流动相流速为 0.9 mL/min;检测波长为 210 nm;柱温 30℃,进样量 20 μL。98%的苹果酸、柠檬酸、酒石酸、草酸标准品由成都普菲德生物技术有限公司提供;97%的分析纯莽草酸由梯希爱(上海)化成工业发展有限公司提供;85%的色谱纯甲醇、85%的分析纯磷酸、99.5%的色谱纯磷酸二氢钾由成都市科龙化工试剂厂提供。

溶液制备时,准确称取落羽杉粉末 0.1 g 置于 10 mL 离心管中,加入 5 mL 超纯水后超声提取 1 h,冷却至室温,在 8000 r/min 下离心 10 min,取上清液后用孔径为 0.45 μm 的注射式过滤器(美国 Millpore)过滤,滤液即为供试液[18,20]。

主根、侧根有机酸分别以每克主根、侧根干物质含有的有机酸毫克数计(mg/g, DW);总根有机酸为主根、侧根组成的根系整体含有的有机酸平均含量(mg/g, DW)。

1.2.2 根系 NSC 的测定

本文中植物 NSC=可溶性糖+淀粉。准确称取落羽杉粉末 0.01 g 置于 10 mL 离心管中,加入 5 mL 80%乙

醇,80℃水浴加热 40 min,冷却至室温,7000 r/min 离心 12 min 后取上清液。重复提取 2 次后合并上清液并定容至 50 mL,所得液体即为可溶性糖待测液。在 625 nm 波长下采用紫外可见光分光光度计(UV-2550,Japan)测定待测液中的可溶性糖含量[21]。将淀粉用酸水解为可溶性糖后用上述蒽酮比色法进行测定。

主根、侧根 NSC 分别以每克主根、侧根干物质含有的 NSC 毫克数计(mg/g, DW);总根 NSC 为主根、侧根组成的根系整体含有的 NSC 平均含量(mg/g, DW)。

1.3　数据分析

本研究采用 SPSS 22.0、Origin 8.5 对数据进行统计分析和绘图。用独立样本 *T* 检验分析不同水淹对落羽杉根系有机酸、NSC 的影响;采用配对样本 *T* 检验分析水淹前初始值与水淹后处理值之间的差异显著性;用 Pearson 相关系数法评价落羽杉根系代谢产物间的相关性。

2　结果与分析

2.1　落羽杉生长的变化

三峡库区消落带原位水淹对落羽杉生长的影响如表 2 所示。由表可知,除第二批样品 SS 组株高显著高于初始值外,其余均无明显差异;MS 组和 DS 组株高均在 SS 组之下,且 DS 组显著低于 SS 组($P<0.05$),说明消落带原位水淹抑制了落羽杉的高生长(表 2)。与初始值相比,落羽杉基径在消落带原位水淹下虽表现为增长的趋势,但均无显著差异;基径在不同水淹处理组与 SS 组间也无明显差异。

表 2　三峡库区水分变化下落羽杉的生长特征

Table 2　Growth of *T. distichum* in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir

采样批次 Sampling	生长指标 Growth indexes	处理组 Treatment group	初始值 Initial value	处理值 Treatment value
第一批 First sample	株高/cm	SS(175 m)	69.100±0.590 A	78.250±0.303 Aa
		MS(170 m)	69.100±0.590 A	69.250±0.197 Aa
	基径/mm	SS(175 m)	8.375±0.543 A	9.575±0.536 Aa
		MS(170 m)	8.375±0.543 A	9.483±0.621 Aa
第二批 Second sample	株高/cm	SS(175 m)	69.100±0.590 A	83.350±0.106 Ba
		DS(165 m)	69.100±0.590 A	69.675±0.256 Ab
	基径/mm	SS(175 m)	8.375±0.543 A	9.345±0.258 Aa
		DS(165 m)	8.375±0.543 A	8.333±0.438 Aa

表中数值为平均值±标准误($n=5$);同行不同大写字母表示水淹前初始值与水淹后处理值之间有显著差异性($P<0.05$);同列不同小写字母表示同批次处理之间有显著差异($P<0.05$)

2.2　根系有机酸含量的变化

不同水淹强度对落羽杉主根、侧根及总根有机酸含量的影响不同(表 3)。第一批样品中,与 SS 组相比,MS 组水淹导致主根草酸、酒石酸、莽草酸、苹果酸、柠檬酸含量均增高,其中苹果酸和柠檬酸达到显著水平($P<0.05$);与 SS 组相比,侧根酒石酸、莽草酸、苹果酸含量在 MS 组胁迫时呈不显著上升趋势,且均在同组主根含量之上,相反的是,侧根草酸含量有所下降,柠檬酸含量显著下降($P<0.05$);总根有机酸含量与侧根有机酸含量变化趋势一致,MS 组总根酒石酸、莽草酸、苹果酸含量均高于 SS 组,MS 组总根草酸、柠檬酸含量低于 SS 组,但均未达显著水平(表 3)。

由表 3 可知,第二批样品中,与 SS 组相比,DS 组主根酒石酸、莽草酸、苹果酸、柠檬酸均表现为不显著下降;DS 组侧根草酸、酒石酸、苹果酸、柠檬酸含量也均低于 SS 组,且酒石酸和柠檬酸达到显著水平($P<0.05$);总根有机酸含量与侧根有机酸含量变化一致,在消落带原位水淹胁迫下,DS 组总根有机酸含量均低于 SS 组,且 DS 组总根酒石酸和柠檬酸显著低于 SS 组(表 3,$P<0.05$)。

表 3 三峡库区水分变化下落羽杉根系的有机酸含量

Table 3 Organic acid content of root in *T. distichum* in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir

采样批次 Sampling	根系类型 Root type	处理组 Treatment group	有机酸 Organic acids/(mg/g)				
			草酸 Oxalic acid	酒石酸 Tartaric acid	莽草酸 Shikimic acid	苹果酸 Malic acid	柠檬酸 Citric acid
第一批	主根	SS(175 m)	0.926±0.114 a	4.531±0.697 a	4.172±0.418 a	1.722±0.287 a	6.598±0.161 a
First sample		MS(170 m)	1.006±0.465 a	6.309±0.518 a	5.018±0.505 a	4.833±0.598 b	8.677±0.529 b
	侧根	SS(175 m)	2.239±0.572 a	7.270±0.656 a	5.085±0.347 a	5.630±0.872 a	5.430±0.756 a
		MS(170 m)	0.737±0.155 a	8.072±0.734 a	6.568±0.512 a	5.726±0.446 a	1.674±0.125 b
	总根	SS(175 m)	1.583±0.297 a	5.901±0.601 a	4.629±0.567 a	3.676±0.459 a	6.014±0.373 a
		MS(170 m)	0.872±0.236 a	7.190±0.406 a	5.793±0.540 a	5.279±0.599 a	5.176±0.423 a
第二批	主根	SS(175 m)	3.570±0.512 a	4.227±0.338 a	4.377±0.480 a	1.649±0.175 a	1.417±0.104 a
Second sample		DS(165 m)	4.326±0.318 a	3.724±0.452 a	2.375±0.301 a	1.310±0.384 a	1.130±0.161 a
	侧根	SS(175 m)	2.554±0.218 a	6.844±0.702 a	1.488±0.368 a	4.550±0.727 a	4.763±0.680 a
		DS(165 m)	1.173±0.409 a	4.787±0.274 b	1.961±0.450 a	2.478±0.473 a	1.351±0.102 b
	总根	SS(175 m)	3.062±0.611 a	5.535±0.395 a	2.932±0.753 a	3.100±0.793 a	3.090±0.673 a
		DS(165 m)	2.750±0.297 a	4.256±0.317 b	2.168±0.221 a	1.893±0.320 a	1.241±0.081 b

表中数值为平均值±标准误(n=5);同列不同小写字母分别表示同批次同种根系类型处理之间有显著差异(P<0.05)

2.3 根系 NSC 的变化

2.3.1 根系可溶性糖的变化

图 1 是三峡库区消落带原位水淹对落羽杉根系可溶性糖的影响。由图 1 可知,第一批样品中除侧根可溶性糖显著低于初始值外,MS 组落羽杉其余根系可溶性糖含量与 SS 组、初始值均无显著变化。在第二批样品中,DS 组落羽杉主根、侧根、总根可溶性糖含量均显著低于 SS 组和初始值(图 1,P<0.05)。

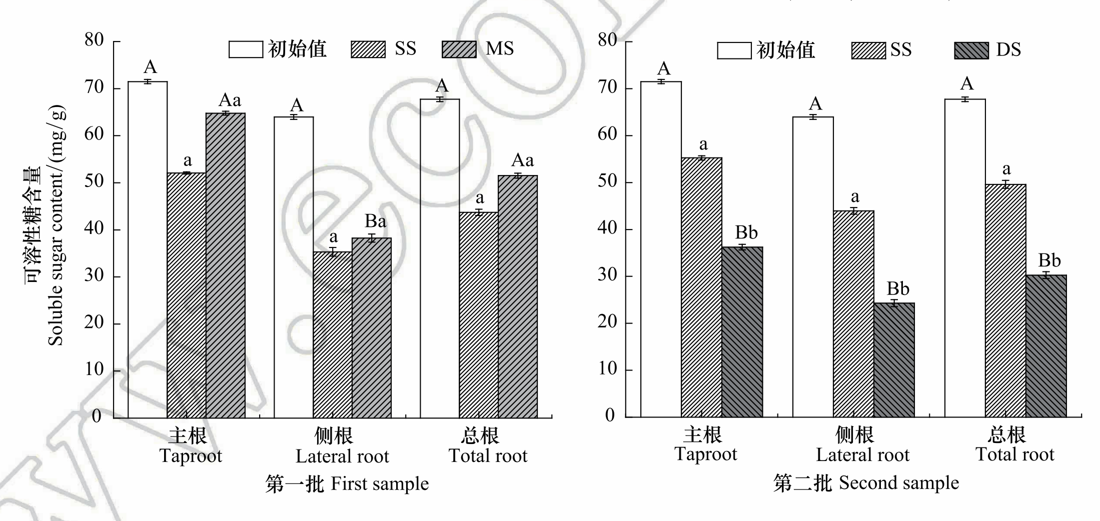


图 1 不同水淹条件下落羽杉根系可溶性糖含量

Fig.1 Soluble sugar content of *T. distichum* in different treatments

图中数值为平均值±标准误(n=5);不同小写字母表示水淹处理组之间有显著差异(P<0.05);不同大写字母表示水淹前初始值与水淹后处理值之间有显著差异性(P<0.05);SS:对照 control;MS:中度水淹 moderate submergence;DS:深度水淹 deep submergence

2.3.2 根系淀粉的变化

库区消落带原位水淹对根系淀粉的影响如图 2 所示。由图 2 可知,第一批样品中 MS 组主根、侧根、总根淀粉含量均显著高于 SS 组(P<0.01),总根淀粉含量与初始值无显著差异;DS 组主根、侧根、总根淀粉含量与 SS 组无明显差异,但均显著低于初始值(图 2,P<0.05)。

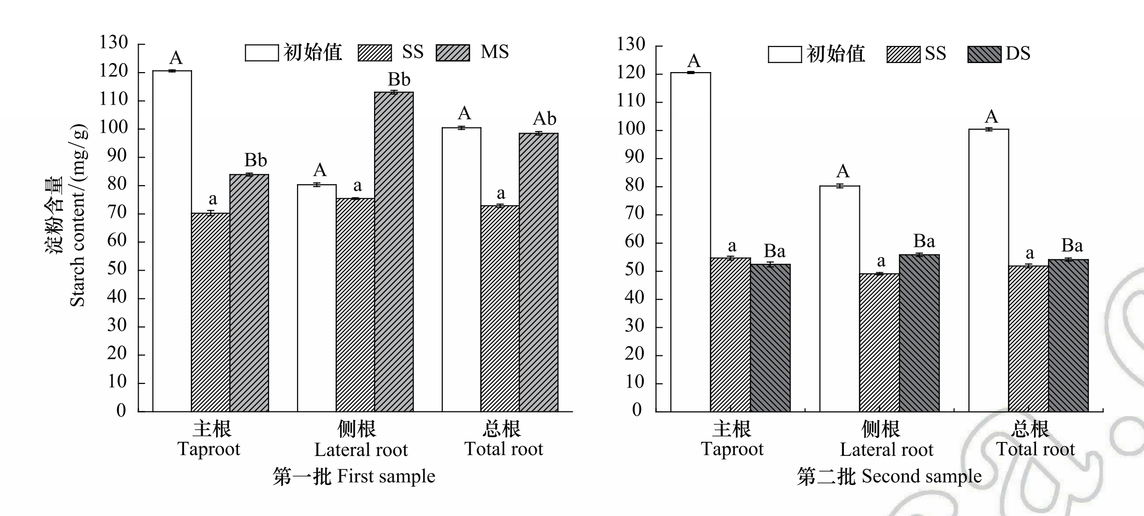


图 2　不同水淹条件下落羽杉根系淀粉含量

Fig.2　Starch content of *T. distichum* in different treatments

2.3.3　根系 NSC 的变化

图 3 是三峡库区消落带原位水淹对落羽杉根系 NSC 含量的影响。与淀粉变化一致,第一批样品中 MS 组 NSC 含量均显著高于 SS 组(P<0.01);MS 组除主根 NSC 含量显著低于初始值外,侧根、总根 NSC 与初始值无明显差异(图 3)。第二批样品中 NSC 含量与可溶性糖变化类似,DS 组 NSC 含量显著低于 SS 组和初始值(P<0.01)。

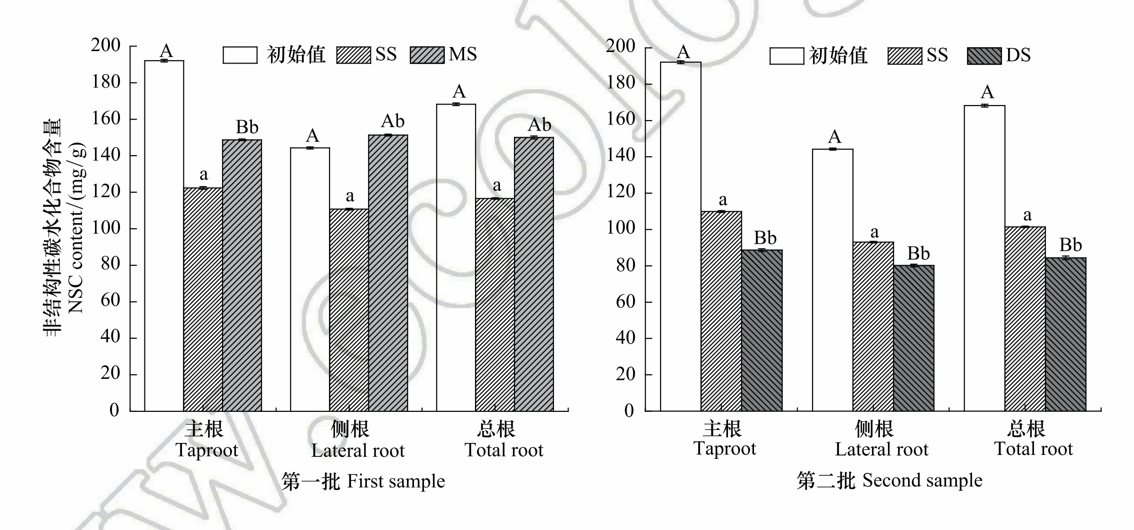


图 3　不同水淹条件下落羽杉根系 NSC 含量

Fig.3　NSC content of *T. distichum* in different treatments

2.4　相关性分析

2.4.1　根系不同有机酸的相关性分析

落羽杉根系不同种类有机酸的相关性分析表明,草酸、酒石酸、莽草酸、苹果酸、柠檬酸含量在主根与侧根间均未表现出显著相关性,但均分别与总根有机酸表现出显著正相关关系(表 4,P<0.05)。侧根草酸与其他有机酸无显著相关性,而主根、总根草酸分别与总根莽草酸、主根苹果酸及主根、总根柠檬酸表现出显著负相关关系(P<0.05)。落羽杉主根、侧根、总根酒石酸与侧根、总根莽草酸具有极显著的正相关关系(P<0.01)。主根莽草酸与其他有机酸的相关性较弱,而侧根、总根莽草酸与酒石酸、主根柠檬酸达到极显著正相关水平(P<0.01)。与侧根草酸含量变化趋势类似,侧根苹果酸、柠檬酸与其他有机酸无显著相关性,而主根、总根苹果酸与主根柠檬酸表现为极显著正相关关系(P<0.01)。

表 4 落羽杉根系不同种类有机酸间的相关性分析

Table 4 Correlations between different organic acid in root of *T. distichum*

变量 Variables	草酸含量 Oxalic acid content			酒石酸含量 Tartaric acid content			莽草酸含量 Shikimic acid content			苹果酸含量 Malic acid content			柠檬酸含量 Citric acid content	
	主根 Taproot	侧根 Lateral root	总根 Total root	主根 Taproot	侧根 Lateral root	总根 Total root	主根 Taproot	侧根 Lateral root	总根 Total root	主根 Taproot	侧根 Lateral root	总根 Total root	主根 Taproot	侧根 Lateral root
侧根草酸 Oxalic acid of lateral root	0.109													
总根草酸 Oxalic acid of total root	0.809**	0.672**												
主根酒石酸 Tartaric acid of taproot	−0.400	−0.159	−0.392											
侧根酒石酸 Tartaric acid of lateral root	−0.343	0.346	−0.051	0.315										
总根酒石酸 Tartaric acid of total root	−0.455	0.137	−0.258	0.780**	0.840**									
主根莽草酸 Shikimic acid of taproot	−0.497	−0.105	−0.432	0.441	0.355	0.486								
侧根莽草酸 Shikimic acid of lateral root	−0.537*	−0.134	−0.479	0.671**	0.639**	0.806**	0.187							
总根莽草酸 Shikimic acid of total root	−0.666**	−0.157	−0.589*	0.743**	0.674**	0.870**	0.646**	0.871**						
主根苹果酸 Malic acid of taproot	−0.521*	−0.409	−0.630**	0.507*	0.073	0.338	0.162	0.367	0.367					
侧根苹果酸 Malic acid of lateral root	−0.388	0.385	−0.062	0.199	0.401	0.379	0.014	0.353	0.281	0.319				
总根苹果酸 Malic acid of total root	−0.545*	0.055	−0.374	0.405	0.319	0.442	0.095	0.440	0.389	0.748**	0.868**			
主根柠檬酸 Citric acid of taproot	−0.798**	−0.224	−0.727**	0.360	0.474	0.519*	0.219	0.698**	0.652**	0.663**	0.488	0.689**		
侧根柠檬酸 Citric acid of lateral root	−0.183	0.068	−0.097	−0.007	0.034	0.019	0.475	−0.130	0.136	−0.234	0.050	−0.088	−0.008	
总根柠檬酸 Citric acid of total root	−0.758**	−0.143	−0.649**	0.290	0.407	0.434	0.456	0.493	0.612*	0.404	0.427	0.511*	0.811**	0.578*

** 表示在 α = 0.01 水平下达到极显著相关性; * 表示 α = 0.05 水平下达到显著相关性

2.4.2　根系有机酸和 NSC 的相关性分析

相关性分析表明,落羽杉主根、侧根和总根有机酸与 NSC 间呈现出不同的相关关系(表 5)。结果显示,相对淀粉、NSC 而言,落羽杉根系可溶性糖与有机酸的相关性更弱,其中侧根可溶性糖与根系有机酸均未表现出显著相关性。侧根草酸、酒石酸、柠檬酸及主根酒石酸、莽草酸与可溶性糖、淀粉、NSC 间的相关性较弱,而主根、总根草酸、苹果酸、柠檬酸及侧根、总根莽草酸分别与淀粉、NSC 含量相关性较强,均达到显著相关水平($P<0.05$)。主根、总根草酸与淀粉、NSC 含量表现出显著负相关关系;主根、总根苹果酸、柠檬酸及侧根、总根莽草酸与淀粉、NSC 表现出显著正相关关系;主根柠檬酸与淀粉、NSC 含量的相关程度较高,相关系数均在 0.9 左右。

表 5　落羽杉根系有机酸与 NSC 含量间的相关性分析

Table 5　Correlations between organic acid and NSC content in root of *T. distichum*

变量 Variables	可溶性糖含量 Soluble sugar content			淀粉含量 Starch content			非结构性碳水化合物含量 NSC content		
	主根 Taproot	侧根 Lateral root	总根 Total root	主根 Taproot	侧根 Lateral root	总根 Total root	主根 Taproot	侧根 Lateral root	总根 Total root
主根草酸 Oxalic acid content of taproot	−0.573 *	−0.230	−0.465	−0.808 **	−0.683 **	−0.735 **	−0.763 **	−0.703 **	−0.740 **
侧根草酸 Oxalic acid content of lateral root	−0.092	0.247	0.055	−0.174	−0.283	−0.250	−0.149	−0.193	−0.175
总根草酸 Oxalic acid content of total root	−0.481	−0.025	−0.314	−0.705 **	−0.676 **	−0.696 **	−0.656 **	−0.638 **	−0.655 **
主根酒石酸 Tartaric acid content of taproot	0.336	0.118	0.265	0.411	0.395	0.406	0.410	0.402	0.411
侧根酒石酸 Tartaric acid content of lateral root	0.380	0.411	0.426	0.479	0.347	0.397	0.472	0.442	0.462
总根酒石酸 Tartaric acid content of total root	0.442	0.339	0.433	0.551 *	0.454	0.494	0.546 *	0.522 *	0.540 *
主根莽草酸 Shikimic acid content of taproot	0.440	0.185	0.361	0.275	0.222	0.243	0.382	0.261	0.319
侧根莽草酸 Shikimic acid content of lateral root	0.359	0.138	0.289	0.643 **	0.613 *	0.632 **	0.559 *	0.611 *	0.596 *
总根莽草酸 Shikimic acid content of total root	0.500 *	0.200	0.406	0.638 **	0.587 *	0.613 *	626 **	0.606 *	0.623 **
主根苹果酸 Malic acid content of taproot	0.608 *	0.217	0.482	0.755 **	0.783 **	0.784 **	0.749 **	0.793 **	0.784 **
侧根苹果酸 Malic acid content of lateral root	0.621 *	0.329	0.540 *	0.520 *	0.422	0.462	0.616 *	0.489	0.553 *
总根苹果酸 Malic acid content of total root	0.754 **	0.344	0.631 **	0.760 **	0.706 **	0.735 **	0.825 **	0.758 **	0.799 **
主根柠檬酸 Citric acid content of taproot	0.648 **	0.276	0.534 *	0.955 **	0.884 **	0.921 **	0.888 **	0.905 **	0.909 **
侧根柠檬酸 Citric acid content of lateral root	0.193	0.327	0.270	−0.127	−0.293	−0.240	0.021	−0.179	−0.091
总根柠檬酸 Citric acid content of total root	0.642 **	0.416	0.594 *	0.705 **	0.550 *	0.611 *	0.736 **	0.633 **	0.689 **

** 表示在 α = 0.01 水平下达到极显著相关性; * 表示 α = 0.05 水平下达到显著相关性

3　讨论与结论

三峡水库建成运行后,145—175 m 海拔位间周期性涨落的水位导致库岸植被退化,生物多样性降低,三峡库区生态问题突出。目前,消落带的植被恢复研究备受关注与重视[2-3,22]。落羽杉是杉科落羽杉属乔木,具有屈膝状的呼吸根,是消落带植被恢复的优良候选物种[3,7]。本研究显示,落羽杉在消落带经过非生长季节

水淹后,存活率为 100%,仅有 DS 组明显抑制了落羽杉的高生长(表 2)。有文献表明,植物在水淹下可加快形成通气组织,有助于耐受氧气缺乏的水淹逆境[23]。与模拟研究一致,落羽杉在长期完全淹没下,基径均无显著变化[24],可能与茎基通气组织等的形成有关,表明落羽杉株高、基径能较积极地响应库区水淹。

水淹是限制消落带植物生长的主要因素之一。水淹下气体扩散受阻,首先导致植物根际缺氧,植物根系代谢受到严重影响[25-26]。在长期适应水淹过程中,植物根系有机酸代谢发挥着重要作用[27]。已有研究表明,植物根系分泌有机酸种类和含量的增加是抵御水分等逆境胁迫的重要途径之一[17,28]。如苹果酸可维持逆境下跨膜电荷的平衡,与草酸等可作为硝酸盐还原过程的电荷补偿[29-30],提供能量来源。相关模拟三峡库区水分变化的研究发现,落羽杉通过侧根分泌大量苹果酸和莽草酸,增强水淹耐受能力[10],本研究结果与之相似。与 SS 组相比,MS 组落羽杉主根有机酸含量均增加;侧根、总根酒石酸、莽草酸、苹果酸含量均不显著增加。水淹导致落羽杉根系缺氧,根系代谢受阻进一步破坏活性氧代谢平衡,诱发氧化胁迫[31],有机酸种类与含量的增加可能与其为落羽杉根系抗氧化系统提供质子,减少氧化伤害有关[32]。说明消落带中度水淹胁迫下,落羽杉根系保持着较高的有机酸代谢活力。与上述有机酸含量变化不同,侧根柠檬酸含量表现为显著下降,且随着水淹强度的增大,DS 组落羽杉侧根、总根柠檬酸显著低于 SS 组(表 3)。水淹逆境的实质是缺氧所诱导的次生胁迫,深度水淹导致植物面临严重缺氧[33-34],植物三羧酸循环严重受阻[26],由此可能导致柠檬酸含量显著下降。已有研究发现,枫杨根系酒石酸在水淹胁迫下显著增加,但随着水淹时间的延长显著下降[35]。与已有研究一致,MS 组落羽杉根系酒石酸不显著高于 SS 组,但在更长时间的深度水淹胁迫下,DS 组根系酒石酸均低于 SS 组,且侧根和总根达到显著下降水平(表 3),可能与长时间深度水淹胁迫加大对酒石酸的利用效率有关。除侧根、总根酒石酸、柠檬酸显著低于 SS 组,主根草酸和侧根莽草酸不显著高于 SS 组外,DS 组其他有机酸均不显著低于 SS 组,说明落羽杉根系通过维持与对照 SS 组相同水平的有机酸代谢,适应消落带长期深度水淹胁迫。与模拟研究一致[10],经历不同程度水淹胁迫的落羽杉侧根、总根有机酸含量变化趋势一致,表明在有机酸代谢中,侧根一直发挥着主导作用(表 3)。

有机酸作为次生代谢产物,是由初生代谢衍生,长期与环境适应的结果。相关分析发现,根系不同有机酸之间存在不同程度相关性,表明不同有机酸代谢联系紧密(表 4)。落羽杉主根、总根草酸、苹果酸、柠檬酸及侧根、总根莽草酸与淀粉、NSC 间表现出显著相关关系(表 5),进一步证实根系有机酸与 NSC 代谢密切相关。缺氧胁迫下,糖酵解、硝酸盐还原等厌氧代谢途径是耐水淹植物维持生命活力的能源[36]。一方面,NSC 是植物在水淹下的能量来源,以淀粉形式储存,通过葡萄糖、果糖、蔗糖等可溶性糖方式被厌氧代谢等途径利用[37];另一方面,草酸、苹果酸等有机酸可平衡硝酸还原过程中的电荷[29-30],加强硝酸盐还原等代谢途径,共同增强缺氧胁迫下的能量供应。相关研究表明,杉科植物可通过增加根系淀粉、可溶性糖含量增强耐受长期水淹的能力[12]。与前人研究一致,本试验发现,第一批样品中 MS 组落羽杉淀粉、NSC 含量均显著高于 SS 组,可溶性糖无明显变化,总根 NSC 与水淹前初始值无明显差异,说明落羽杉根系能维持较高的淀粉含量适应中度水淹胁迫。而与已有研究不同的是,第二批样品中 DS 组落羽杉可溶性糖和 NSC 含量均显著低于 SS 组和初始值(图 1,图 3)。可能因为在环境更严峻的深度水淹胁迫下,为保证落羽杉正常的生理功能,能耗的增加导致根系的 NSC 逐渐被消耗。虽然 DS 组淀粉含量显著低于水淹前的初始值,但与同批次的 SS 组无明显差异。表明落羽杉在消落带长时间深度水淹胁迫下,根系可维持一定的淀粉含量增强适应能力。

综上所述,在三峡库区消落带原位水淹胁迫下,根系有机酸和 NSC 代谢在维持落羽杉长时间深度水淹下的生理功能方面发挥着重要作用。研究结果表明,侧根有机酸代谢作用优于主根作用,根系有机酸与淀粉、NSC 间呈现出较强的相关性。落羽杉根系可通过维持一定的 NSC 含量,尤其是淀粉含量,保持与对照相同的有机酸代谢水平,保证长期深度水淹下生理功能所需的能量供应,较好地适应消落带原位环境。

参考文献(References):

[1] 罗芳丽, 王玲, 曾波, 叶小齐, 陈婷, 刘巅, 张艳红, Kuhn A. 三峡库区岸生植物野古草(*Arundinella anomala* Steud.)光合作用对水淹的响应. 生态学报, 2006, 26(11): 3602-3609.

[2] 樊大勇, 熊高明, 张爱英, 刘曦, 谢宗强, 李兆佳. 三峡库区水位调度对消落带生态修复中物种筛选实践的影响. 植物生态学报, 2015, 39(4): 416-432.
[3] 马文超, 刘媛, 周翠, 王婷, 魏虹. 水位变化对三峡库区消落带落羽杉营养特征的影响. 生态学报, 2017, 37(4): 1128-1136.
[4] 李昌晓, 耿养会, 叶兵, Rebcca S. 落羽杉与池杉幼苗对多种胁迫环境的响应及其对三峡库区库岸防护林营建的启示(英文). 林业科学, 2010, 46(10): 144-152.
[5] Powell A S. Response of Baldcypress (*Taxodium distichum*) at different life stages to flooding and salinity[D].Greenville, North Carolina: East Carolina University, 2014.
[6] Li B, Du C L, Yuan X Z, Willison J H M, Xiao H Y. Suitability of *Taxodium distichum* for afforesting the littoral zone of the Three Gorges Reservoir. PloS One, 2016, 11(1): e0146664.
[7] Wang C Y, Li C X, Wei H, Xie Y Z, Han W J. Effects of long-term periodic submergence on photosynthesis and growth of *Taxodium distichum* and *Taxodium ascendens* saplings in the hydro-fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir of China. PloS One, 2016, 11(9): e0162867.
[8] Lauer N, Ross C. Physiological and oxidative stress responses of baldcypress in response to elevated salinity: linking and identifying biomarkers of stress in a keystone species. Acta Physiologiae Plantarum, 2016, 38(12): 275-275.
[9] 汪贵斌, 曹福亮. 不同土壤水分含量下落羽杉根、茎、叶营养水平的差异. 林业科学研究, 2004, 17(2): 213-219.
[10] 李昌晓, 钟章成. 三峡库区消落带土壤水分变化对落羽杉(*Taxodium distichum*)幼苗根部次生代谢物质含量及根生物量的影响. 生态学报, 2007, 27(11): 4394-4402.
[11] Jackson M B, Colmer T D. Response and adaptation by plants to flooding stress. Annals of Botany, 2005, 96(4): 501-505.
[12] 张艳婷, 张建军, 王建修, 吴晓洪, 陈宝强, 李鹏飞, 王志臻. 长期水淹对'中山杉 118'幼苗呼吸代谢的影响. 植物生态学报, 2016, 40(6): 585-593.
[13] Qi B Y, Yang Y, Yin Y L, Xu M, Li H G. De novo sequencing, assembly, and analysis of the *Taxodium* 'Zhongshansa' roots and shoots transcriptome in response to short-term waterlogging. BMC Plant Biology, 2014, 14(1): 201-201.
[14] 施美芬, 曾波, 申建红, 类淑桐, 朱智, 刘建辉. 植物水淹适应与碳水化合物的相关性. 植物生态学报, 2010, 34(7): 855-866.
[15] Kutchan T M. Ecological arsenal and developmental dispatcher. The paradigm of secondary metabolism. Plant Physiology, 2001, 125(1): 58-60.
[16] 王莉, 史玲玲, 张艳霞, 刘玉军. 植物次生代谢物途径及其研究进展. 武汉植物学研究, 2007, 25(5): 500-508.
[17] 黄文斌, 马瑞, 杨迪, 刘永, 宋金凤. 土壤逆境下植物根系分泌的有机酸及其对植物生态适应性的影响. 安徽农业科学, 2013, 41(34): 13316-13319.
[18] 高智席, 周光明, 黄成, 李昌晓, 王莉. 离子抑制-反相高效液相快速测定池杉、落羽杉根系中有机酸. 药物分析杂志, 2005, 25(9): 1082-1085.
[19] 黄天志, 王世杰, 刘秀明, 刘虹, 吴沿友, 罗绪强. 逐级提取-高效液相色谱法快速测定植物组织中 8 种有机酸. 色谱, 2014, 32(12): 1356-1361.
[20] 叶思诚, 谭晓风, 袁军, 张雪洁, 石斌. 油茶根系及分泌物中有机酸的 HPLC 法测定. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2013, 37(6): 59-63.
[21] Yemm E W, Willis A J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. Biochemical Journal, 1954, 57(3): 508-514.
[22] 任庆水, 马朋, 李昌晓, 杨予静, 马骏. 三峡库区消落带落羽杉(*Taxodium distichum*)与柳树(*Salix matsudana*)人工植被对土壤营养元素含量的影响. 生态学报, 2016, 36(20): 6431-6444.
[23] 张小萍, 曾波, 陈婷, 叶小齐, 罗芳丽, 刘巅. 三峡库区河岸植物野古草(*Arundinella anomala* var. *depauperata* Keng)茎通气组织发生对水淹的响应. 生态学报, 2008, 28(4): 1864-1871.
[24] Iwanaga F, Tanaka K, Nakazato I, Yamamoto F. Effects of submergence on growth and survival of saplings of three wetland trees differing in adaptive mechanisms for flood tolerance. Forest Systems, 2015, 24(1): e001.
[25] Gibbs J, Greenway H. Review: mechanisms of anoxia tolerance in plants. I. Growth, survival and anaerobic catabolism. Functional Plant Biology, 2003, 30(3): 1-47.
[26] Fukao T, Bailey-Serres J. Plant responses to hypoxia—is survival a balancing act? Trends in Plant Science, 2004, 9(9): 449-456.
[27] 李昌晓, 钟章成, 陶建平. 不同水分条件下池杉幼苗根系的苹果酸、莽草酸含量及生物量. 林业科学, 2008, 44(10): 1-7.
[28] 杨迪, 马瑞, 黄文斌, 刘永, 宋金凤. 养分和水分胁迫下 2 年生落叶松根系有机酸的分泌行为研究. 安徽农业科学, 2013, 41(36): 13932-13934, 14023-14023.
[29] Henry A, Doucette W, Norton J, Bugbee B. Changes in crested wheatgrass root exudation caused by flood, drought, and nutrient stress. Journal of Environmental Quality, 2007, 36(3): 904-912.
[30] Marschner H. Mineral Nutrition of Higher Plants. 2nd ed. London, UK: Academic Press, 1995: 1250-1250.
[31] Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt K V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. Annals of Botany, 2003, 91(2): 179-194.
[32] 陈暄, 周家乐, 唐晓清, 王康才. 水分胁迫条件下不同栽培居群菘蓝中 4 种有机酸的变化. 中国中药杂志, 2009, 34(24): 3195-3198.
[33] Colmer T D. Long-distance transport of gases in plants: a perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. Plant, Cell & Environment, 2003, 26(1): 17-36.
[34] 赵可夫. 植物对水涝胁迫的适应. 生物学通报, 2003, 38(12): 11-14.
[35] 李昌晓, 魏虹, 吕茜, 张晔. 水分胁迫对枫杨幼苗生长及根系草酸与酒石酸含量的影响. 林业科学, 2010, 46(11): 81-88.
[36] 谭淑端, 朱明勇, 张克荣, 党海山, 张全发. 植物对水淹胁迫的响应与适应. 生态学杂志, 2009, 28(9): 1871-1877.
[37] 谭淑端, 朱明勇, 党海山, 王勇, 张全发. 三峡库区狗牙根对深淹胁迫的生理响应. 生态学报, 2009, 29(7): 3685-3691.